



TITLE:

生物・生態系の機能的階層構造と 多重安定性: 非線形科学から見た生 態環境問題(非線形現象のモデル化 とその数理解析)

AUTHOR(S):

雨宮, 隆

CITATION:

雨宮, 隆. 生物・生態系の機能的階層構造と多重安定性: 非線形科学から見た生態環境問題(非線形現象のモデル化とその数理解析). 数理解析研究所講究録 2006, 1522: 120-135

ISSUE DATE:

2006-10

URL:

<http://hdl.handle.net/2433/58806>

RIGHT:

生物・生態系の機能的階層構造と多重安定性 —非線形科学から見た生態環境問題—

横浜国立大学・大学院環境情報研究院 雨宮 隆 (Takashi Amemiya)
Graduate School of Environment and Information Sciences,
Yokohama National University

生物・生態系は多数の生物の非線形相互作用と物質循環からなる複雑系である。自然状態の生物・生態系に人為的影響が加わると生態環境問題となる。近年、欧米を中心に生態環境問題が複雑系あるいは非線形科学の視点からとり上げられるようになってきた。本稿では、生物・生態系の機能的階層構造と非線形相互作用から生ずる生態学的安定性が、人為的影響（分岐パラメータ）に対してどのように変化するかについて考察した。生態環境問題が非線形的に進行する危険性および非線形性を活用した環境修復の両面について議論する。

1. 複雑系として見た生物・生態系の特徴

1.1 数理生態モデルと多重安定性

生物の個体数や群集構造が双安定性を示す可能性は 1970 年代に数理生態モデルによって示されていた (Holling 1973; May 1997)。1980 年代、野外生態系において双安定性が最初に報告されたが、その信憑性について厳しい批判が向けられた。しかし、1990 年代から湖沼、森林、草原、サンゴ礁など多くの生態系において双安定性が見られることが報告され、現在では生物個体群や生態系の双安定性を含む多重安定性は広く認知されている (Scheffer et al. 2001)。

図 1 に May (1997) が数理生態モデルで示した草食生態系における双安定性を示す。用いられたモデルは下記に示すような 1 変数の常微分方程式である。

$$\frac{dV}{dt} = rV\left(1 - \frac{V}{K}\right) - \frac{\beta HV^2}{V_0^2 + V^2} \quad (1)$$

ここで、 V は植物のバイオマスであり、右辺第 1 項のロジスティック関数（自然増加利率 r 、環境収容力 K ）で示されるように増加し、第 2 項のホリング 3 型 (Holling Type III) 関数で示されるように草食動物（個体密度 H ）によって消費される。また、 β は草食動物の草食速度定数、 V_0 は植物バイオマスの半飽和定数で

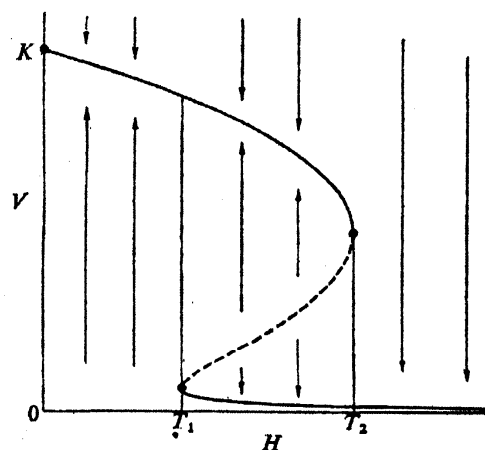


図 1. 数理生態モデルを用いた草食者 H による植生量 V の変化を表す分岐図。 (May 1997)

ある。(1)式の定常解の安定性を草食動物の個体密度 H を分岐パラメータとして表すと図 1 が得られる。草食動物の密度が低いあるいは高い場合には植物バイオマスは単安定状態となる。一方、草食動物の密度が中程度（図 1 の T_1 と T_2 の間）の場合には、植物バイオマスは双安定状態となる。

May はこの論文の中でこのような単純なモデルの中で現れる多重安定性について、複数種から構成される群集ではその存在は自明であろうこと、および、生態系の理解と管理に極め

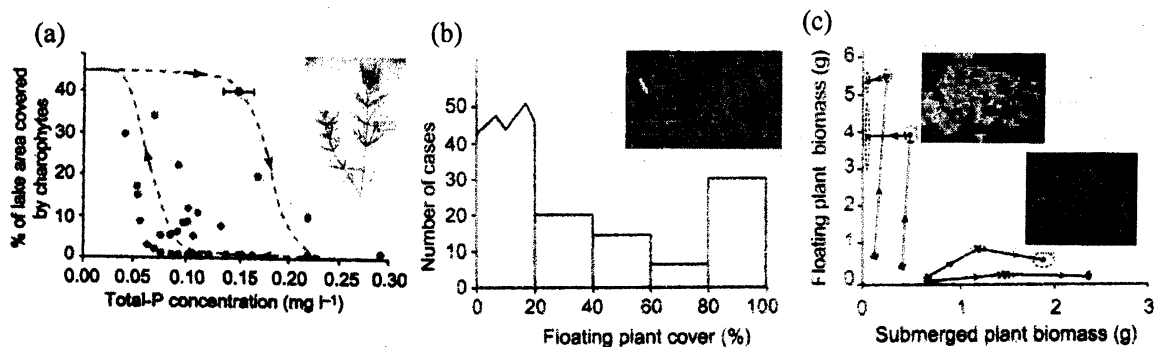


図 2. 水域生態系で見られる双安定性. (a) リンの負荷量と湖水の透明度の指標生物であるシャジクモ量の関係. (b) ウキクサなどの浮水植物が水面を占める割合. (c) 浮水植物と沈水植物の競争実験. (Scheffer and Carpenter 2003 を改変)

て重要であること, すなわち, 人為的負荷や環境ストレスなどの制御パラメータの穏やかな変化が生態系に急激で不連続な変化をもたらすことを指摘している. 例えば, 放牧の他にも, 漁業において毎年の漁獲高が連続的に増加すると漁業が突然崩壊する危険性をあげている.

1.2 水域生態系で見られる双安定性

水域生態系で見られる双安定性の事例を図 2 に示す. 図 2(a) はオランダのベルエ湖に棲息するシャジクモ (charophytes) のバイオマスが湖中の全リン濃度に応じて増減する様子を示している (Scheffer et al. 2001). シャジクモは濁った湖沼では分布帯を形成しないことが知られており湖沼の透明度を表す指標生物と考えることができる. 一方, リンの負荷は湖沼を富栄養化し, アオコと呼ばれる藍藻類の大発生を伴う環境問題を引き起こすことは良く知られている. すなわち, 図 2(a) は湖沼の富栄養化過程 (1960 年代~1970 年代, 図赤丸) と修復過程 (1970 年代~1990 年代, 図緑丸) において湖沼生態系にヒステリシス (双安定性の可能性) が観察されたことを示している.

また, 図 2(b) はオランダの湖沼や水路などで, ウキクサなどの浮水植物が水面を占有している割合を調べた結果である. 双峰型の分布が得られ, 浮水植物の存在形態に双安定性が見られることを示唆している (Scheffer et al. 2003). このような水生植物の双安定性はモデル実験

でも確認されており, 例えば, 浮水植物 (*Lemna*: アオウキクサ) と沈水植物 (*Elodea*: カナダモ) を 80 リットル程度の水槽に入れ, 無機栄養塩と光を制御することで, 図 2(c) に示すような双安定性が得られた (Scheffer and Carpenter 2003). すなわち, 水生植物の初期バイオマスを変えることで, 最終的に優占して安定に存在する植物種に選択性が見られた.

他にも湖沼生態系において双安定性が見られることは特に欧米において広く研究されており, 数理モデルや野外での事例研究が数多く報告されている (Scheffer 1998).

1.3 陸域生態系で見られる植生パターン

半乾燥地域では植生に定常的なパターンが観察されている (図 3, Rietkerk et al. 2004). 例えば, 低木茂みの迷路状パターン (A, ニジェール共和国) やサバンナ生態系における樹木のパッチ状パターン (B, 象牙海岸) が, 概ね 100 m オーダーの空間スケールで形成されている. 一方, 10 cm オーダー程度の空間スケールにおいても, 多年草による迷路状のパターン (C, イスラエル) が観察された.

これらの植生パターンは, 反応拡散系の数理モデルを用いてシミュレーションが行なわれている (Rietkerk et al. 2004). 図 4 に示すように, 水や栄養分などの資源量を分岐パラメータとして植物バイオマス量の安定性解析を行うと, サドルノード分岐を伴う双安定性がみられ

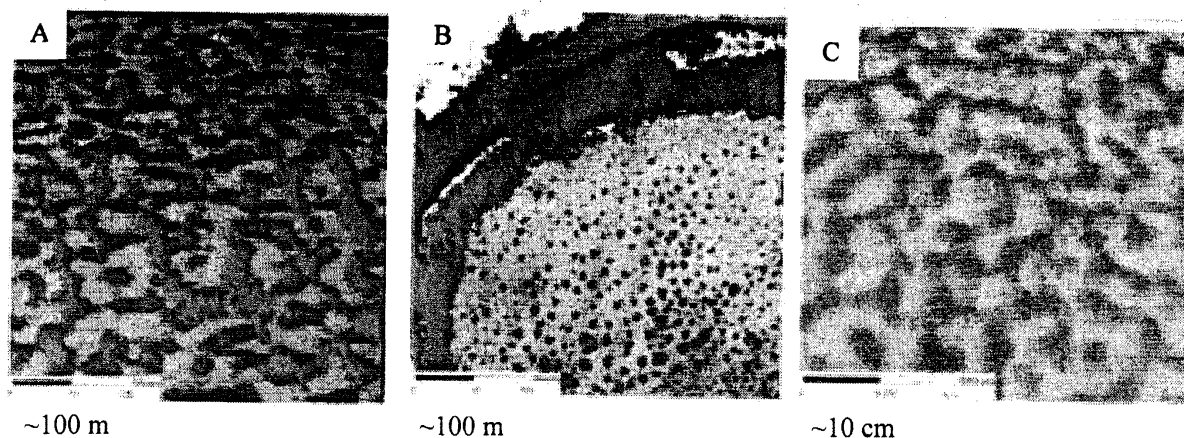


図 3. 半乾燥地域の陸域生態系で見られる植生の空間パターン。A: 低木茂み迷路状パターン (ニジェール共和国), B: 樹木のパッチ状パターン (象牙海岸), C: 多年草のパターン (イスラエル). (Rietkert et al. 2004 を改変)

た。ここで着目すべき点は、水や養分などの資源量が減少していくと、定常的な植生パターンが変化しながら砂漠状態へ遷移することである。このような植生パターンの変化によってカタストロフ的な砂漠化への変化を予測し、生態系管理へ応用できる可能性が指摘されている。

2. レジリエンスとレジームシフト

2.1 レジリエンス

生態系で見られる双安定性や生物個体数の振動現象などの非線形挙動に着目し、社会と生態系のダイナミクスを探究することを目的として 1999 年にレジリエンス連合 (Resilience Alliance) が設立された。世界数カ国の大学、研究機関 (米国、カナダ、スウェーデン、オランダ、オーストラリア等、10 数機関) で構成されており、複雑系の理論と地域的な野外の事例研究の 2 本立てで研究が進められている。尚、レジリエンスは弾力性や回復性などと和訳されているが、システムが外部から擾乱を受けた時に元の状態に戻ることができる範囲の大きさ (Basins of attraction, 吸引流域) をイメージしている (図 5)。

レジリエンス連合の大きな特徴は自然科学者と社会科学者の連携が密であり、分野横断

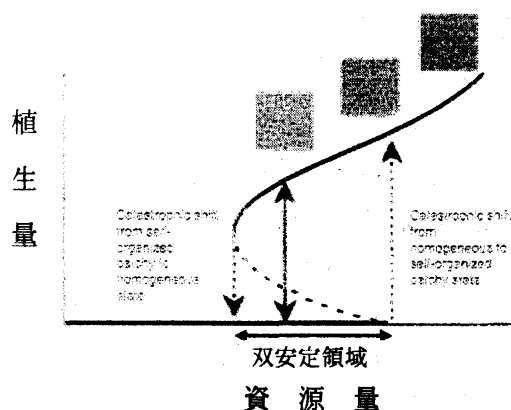


図 4. 反応拡散数理モデルによる植生パターン (Rietkert et al. 2004 を改変)

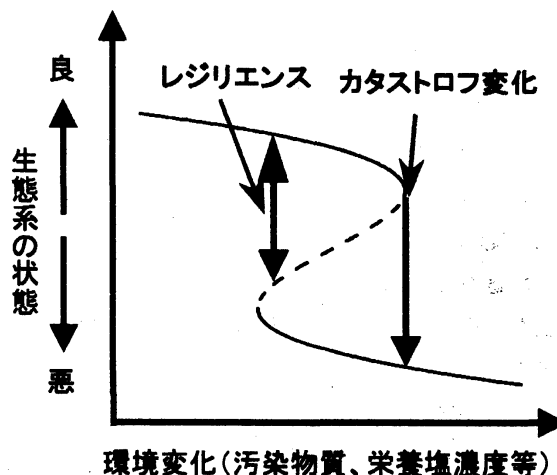


図 5. 生態系レジリエンスの模式図

的な研究が実践されていることである。連合は、科学的 内容 が 充 実 し た URL (<http://www.resalliance.org/ev.php>) を開設しており、また、学術雑誌 (Ecology and Society) も発行している。図 5 の分岐図で示されるレジリエンスを象徴として、持続可能な社会-生態系の基盤を見出すことを目標としている。

2.2 レジームシフト

生態環境学の分野では急激な状態変化を特にレジームシフト (枠組み変動) と呼ぶことが多い。環境ストレスなどの分岐パラメータが分岐点を越えたり、指標となる生物の個体数がレジリエンスを超えて大きく変化することで、生態系が別の状態へとカタストロフ変化を起こすことを指す。

3. 生態環境汚染と環境修復

3.1 湖沼の富栄養化と双安定性

湖沼の富栄養化で見られる双安定性については、オランダのベルエ湖を例として図 2 に示した。ここでは、リンの負荷量を分岐パラメータとして湖沼の状態変化を予測するモデルを紹介する。加藤とカーペンターによって構成されたこのモデルは、リン濃度と植物プランクトン (アオコ) 量を変数とする 2 変数モデルであるが、湖沼の物理的形狀や生態学的構造を現実的なパラメータを用いて巧みに取り入れてあり、実湖沼へ適用可能な汎用性の高いモデルとなっている (Kato and Carpenter 2005)。

モデルは以下の常微分方程式で示される。

$$\frac{dX}{dt} = bPX - \left(g + \frac{s}{z_e} + h\right)X \quad (2)$$

$$\frac{dP}{dt} = l + r + egX - bXP - hP \quad (3)$$

ここで、 X はアオコの密度、 P は水中のリン濃度である。湖沼の物理的形狀は、表水層深度 z_e の中に湖沼表面積が取り込まれており、また、底の堆積物からのリンの再循環を表すパラ

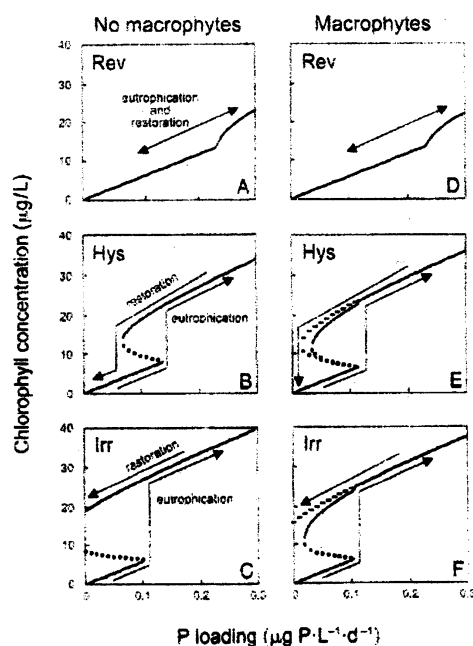


図 6. 数理モデル解析による湖の富栄養化に伴う状態変化と修復の可逆可能性。大型水生植物がない場合 (A-C) とある場合 (D-F)。温度: (A, D) 9°C, (B) 11°C, (E) 12°C, (C, F) 12.5°C. (Kato and Carpenter 2005)

メータ r の中に湖沼の水温、大型植物の生息深度などが関数形で取り込まれている。その他は、アオコがリンを吸収する時の生態学的パラメータと、分岐パラメータである湖沼集水域 (外部) からのリンの負荷量 l である。

解析結果を図 6 に示す。水中植物がある場合 (A~C) と無い場合 (D~F) において、夏場の平均水温を定数パラメータとした時に、外部からのリンの負荷量を分岐パラメータとした場合のアオコの定常状態密度を示している。特徴的な 3 つの状態変化が示されている: (1) 水温が低い場合 (A, D) はリン負荷量の増減に対して可逆的变化 (Rev) である; (2) 水温が少し高くなると (B, E), 双安定性が現れ、急激なアオコの増殖が起こる。リンを減少させることで、ヒステリシス (Hys) を伴って湖沼は元の状態に回復する; (3) 水温がより高くなると (C, F), 同様に双安定性が現れるが、この場合は、アオコが増殖した後にリンの負荷量をゼロにして

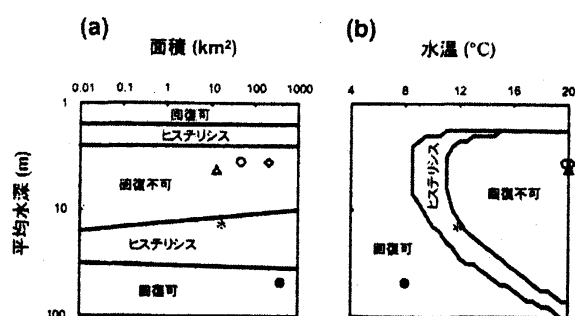


図7. 湖の富栄養化後の回復可能性の湖面積、水温、水深依存性。

* : メンドータ湖, ● : 琵琶湖北湖, ○ : 琵琶湖南湖, △ : 諏訪湖, ◇ : 霞ヶ浦.
(加藤 2005)

もアオコの密度はゼロにはならない。湖沼生態系は不可逆 (Irr) であり、元の状態には回復しないことを示している。

栄養塩負荷に対する湖沼生態系の可逆性 (Rev), ヒステリシス (Hys), 不可逆性 (Irr) に着目して, これらの特徴と湖沼の面積, 平均水深, 水温との関係を図7に示す(加藤 2005)。19 世紀末からの富栄養化で有名となった米国のメンドータ湖をはじめ, 国内の琵琶湖, 霞ヶ浦, 諏訪湖を事例として示している。栄養塩負荷による湖の状態変化は, 平均水深と水温に大きく依存し, 湖表面積はあまり影響を及ぼさないことがわかる。平均水深 10 m 前後, 水温 15°C ~ 20°C 程度の琵琶湖南湖, 霞ヶ浦, 諏訪湖は栄養塩の過剰負荷によってアオコが増殖した後は, 栄養塩を削減しても元の状態へは回復不能となることが予測されている。

3.2 湖沼生態系の修復と双安定性

富栄養化が進行した湖沼生態系を修復するために最も直接的な方法は根本的な原因である窒素やリンなどの栄養塩を取り除き, 栄養塩負荷を削減することである。しかし, 物理・化学的に栄養塩を取り除くにはコストがかかることが知られており, また, 栄養塩の負荷に深く関わっている湖沼集水域の社会的・経済的な状況を直ちに改善することは困難である。

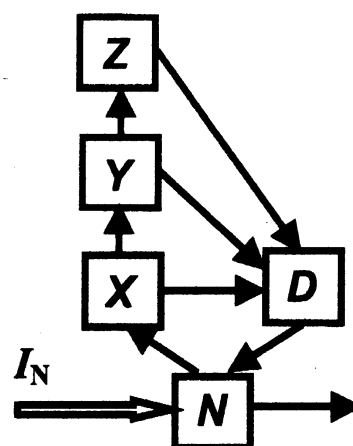


図8. 湖沼生態系食物連鎖の模式図.
N (栄養塩: リン), X (植物プランクトン), Y (動物プランクトン), Z (魚), D (有機細屑: 死がい), I_N (外部からの栄養塩負荷)。

そこで, 1960 年代には湖沼の富栄養化問題が既に顕在化していた欧米では 1980 年代から 1990 年代にかけて湖沼生態系の生物間相互作用を利用して湖沼生態系を修復する手法が考案された (Shapiro 1975)。バイオマニピュレーション (生物操作) と呼ばれているこの手法は, 湖沼生態系の双安定性を利用し, ある生物量 (変数) を人為的に増減させることで, 生態系を目的とする好ましい状態へシフトさせることを期待する。従って原因物質である栄養塩の負荷量のある程度削減することで, 双安定状態が期待されるのであれば, より社会的・経済的な負担の少ないこの手法は有望である。

著者らは, 図8に示す湖沼生態系の食物連鎖と物質循環を模した数理モデル (De Angelis et al. 1989) を現実的なパラメータを用いて解析することで, 富栄養化過程において双安定性が見られることを見出し, また, 効果的なバイオマニピュレーションについて検討を行なった (Amemiya et al. 2005)。解析した数理モデルは以下のような 5 変数常微分方程式で表される。

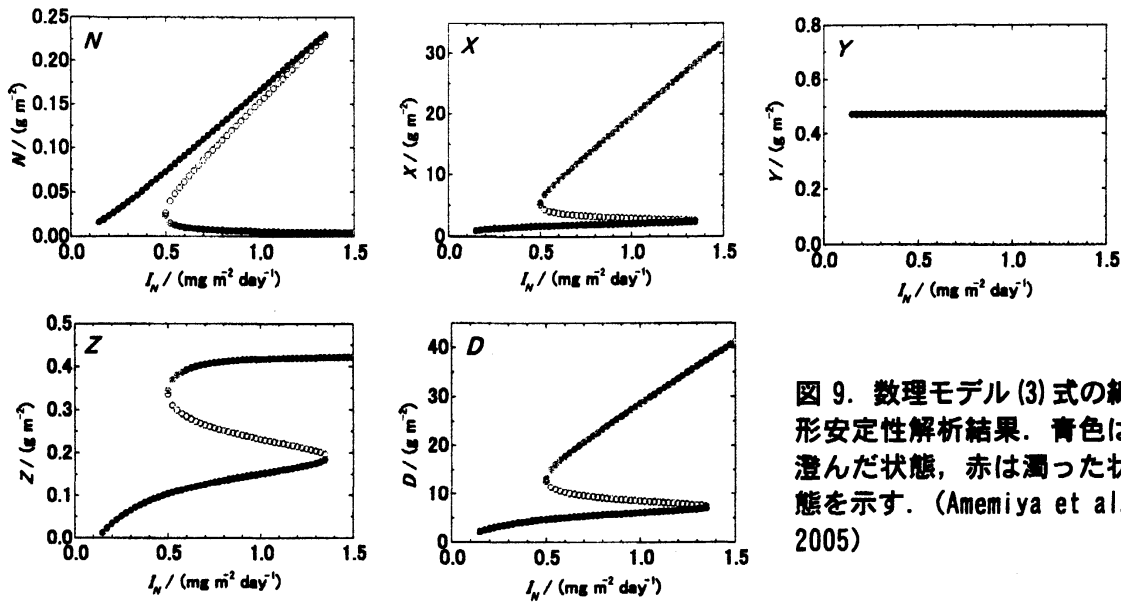


図9. 数理モデル(3)式の線形安定性解析結果. 青色は澄んだ状態, 赤は濁った状態を示す. (Amemiya et al. 2005)

$$\begin{cases} \frac{dN}{dt} = I_N - r_N N - \frac{\gamma \eta_1 N X}{k_1 + N} + \gamma d_4 D, \\ \frac{dX}{dt} = \frac{\eta_1 N X}{k_1 + N} - \frac{f_1 X^2 Y}{k_2 + X^2} - (d_1 + e_1) X, \\ \frac{dY}{dt} = \frac{\eta f_1 X^2 Y}{k_2 + X^2} - \frac{f_2 Y^2 Z}{k_3 + Y^2} - (d_2 + e_2) Y, \\ \frac{dZ}{dt} = \frac{\eta f_2 Y^2 Z}{k_3 + Y^2} - (d_3 + e_3) Z, \\ \frac{dD}{dt} = \frac{(1-\eta) f_1 X^2 Y}{k_2 + X^2} + \frac{(1-\eta) f_2 Y^2 Z}{k_3 + Y^2} + d_1 X + d_2 Y + d_3 Z - (d_4 + e_4) D. \end{cases} \quad (3)$$

ここで, N, X, Y, Z, D はそれぞれ栄養塩(リン)濃度, および, 植物プランクトン(アオコ), 動物プランクトン, 動物プランクトン食魚, 有機細屑(死がい)のバイオマスである. 湖沼外部からのリンの負荷量は I_N で表されており, 以下の解析では分岐パラメータとして用いられる. 尚, アオコがリンを吸収するとき(第2式右辺第1項)には Michaelis-Menten-Monod (Holling Type II) 型の関数が, また, 捕食者が被食者を捕獲するとき(第3式および第4式のそれぞれ右辺第1項)には Holling Type III

型の関数が用いられている. それぞれの生物は栄養塩の吸収あるいは生物の捕食によって増殖し, 死亡(死亡率 $d_i, i=1-3$)によって有機細屑(D)となり, 有機細屑は分解されて無機栄養塩(N)へと循環する.

実測により得られたパラメータ値を用いて(3)式の線形安定性解析を行うと, 図9に示すように, 今までに報告されてきた現実的なリン負荷量の範囲で双安定性が見られることが分かった (Amemiya et al. 2005). また, この数理モデルを用いてパイオマニピュレーションを模擬した富栄養化湖沼の修復シミュレーションを行うと, アオコと有機細屑を同時に除去することが最も効果的であることが分かった. この結果は, 例えば千葉県などの湖沼水質保全計画に記載されているアオコの除去と底泥の浚渫を支持している.

また, (3)式のモデルでは考慮されていないが, 植生の存在が湖沼生態系の修復に大きく貢献すること, また, パイオマニピュレーションには動物プランクトン食魚の他に, 底泥を巻き上げるコイ科の魚種の除去が重要であることが指摘されている (Hansson et al. 1998). 数理モデル(3)式を用いた解析結果は, 主に北米大平原に点在する比較的植生が少なく, また, 底生

魚の少ない湖沼に良く当てはまると考えられる。尚、アオコと有機細屑を直接除去することは、植生や底生魚の多寡に関わらず、効果的な湖沼修復方法であると考えられる。

3.3 双安定性と環境管理

生態系の双安定性を認識することは、生態環境を管理する上で重要である(雨宮 2005)。環境ストレスや人為的負荷によって生態系が急激に変化すれば、生態系サービスを受けている人間も大きな影響を受けることになる。生態系には閾値があり、その分岐点を越えるような負荷を加えないこと、また、現在が好ましい状態であるならばそのレジリエンス(回復力)を超えるような変動を加えるべきではない。逆に、汚染や破壊が進んだ生態環境の修復には、物理・化学的な手法に加え、バイオマニピュレーションなどの生物間相互作用を利用した手法を併用することで、社会的経済的に実現可能な方策が見出される可能性もある(高村 2002)。

ここでは、生態系の双安定性と可逆性・不可逆性に着目した生態系管理の基準について考えてみたい。尚、生態系には双安定性が存在せず連続的に状態が変化する場合もあると考えられるが、その場合は原因となっている環境ストレスや人為的負荷を削減していくことで徐々に環境修復が進むと期待される。

○管理基準1：生態系の構造(生物種、生物間相互作用など)が保持される場合。湖沼の富栄養化を例として、図10で示されるような状態変化が起こる場合を想定している。人為的影響を受けやすく、平均水深が数m程度の浅い湖沼ではアオコが大発生する栄養塩(リン)の流入量の閾値は、概ね $1 \sim 5 \text{ (mg m}^{-2} \text{ day}^{-1})$ と報告されている(Jeppesen et al. 1990)。従って、未だ富栄養化が起きていない湖沼ではこの閾値を越さないことが必要である。

既に富栄養化が進み、その状態が単安定な場合はアオコの除去などを行なっても再び元の状態に戻ってしまう。従って、流入する栄養塩量を $1 \sim 5 \text{ (mg m}^{-2} \text{ day}^{-1})$ 程度まで削減すること

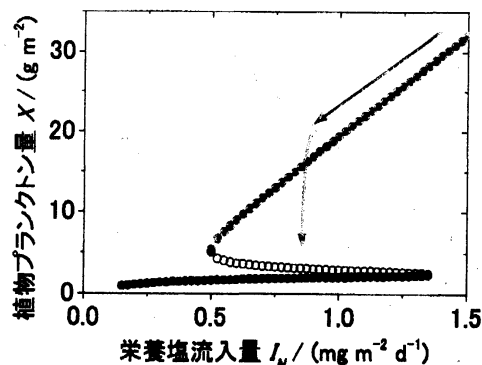


図10. 湖沼の富栄養化と可逆的な回復を想定した模式図。

は必須である。その状態でバイオマニピュレーションのような手法を用いれば、アオコの発生が抑えられた別の状態へ遷移する可能性がある(図10)。

○管理基準2：状態変化によって種の喪失などにより生態系の構造が変化する場合。半乾燥地域において放牧が直接的な原因となって植生が減少し、砂漠化の引き金となる様子を図11(a)に示す。写真は、アフリカのサヘル地域の例である(高橋 1999)。写真中央には柵があり、左側は家畜が侵入できなくし、右側は自由に往来できるようにしてある。わずか2年~3年で全く異なる状態へと変化した。右側は家畜による草食と土壌の踏み固めによって、草本が全く無くなり、硬化した土壌には自然に植生が戻ることはない。このような土地荒廃が放置されると、引き続き起こる風食や水食によって栄養に富んだ地表面の土壌が失われ、最後には不可逆で回復の余地がない砂漠化が起こる。

放牧による植生への影響は例えば次のような数理モデルで表現することができる(Ludwig et al. 2002)。

$$\frac{dg}{dt} = r_g g(1 - s - c_{gg}g - c_{wg}w) \quad (4)$$

$$\frac{dw}{dt} = r_w[a + w(1 - c_{gw}g - c_{ww}w)] \quad (5)$$

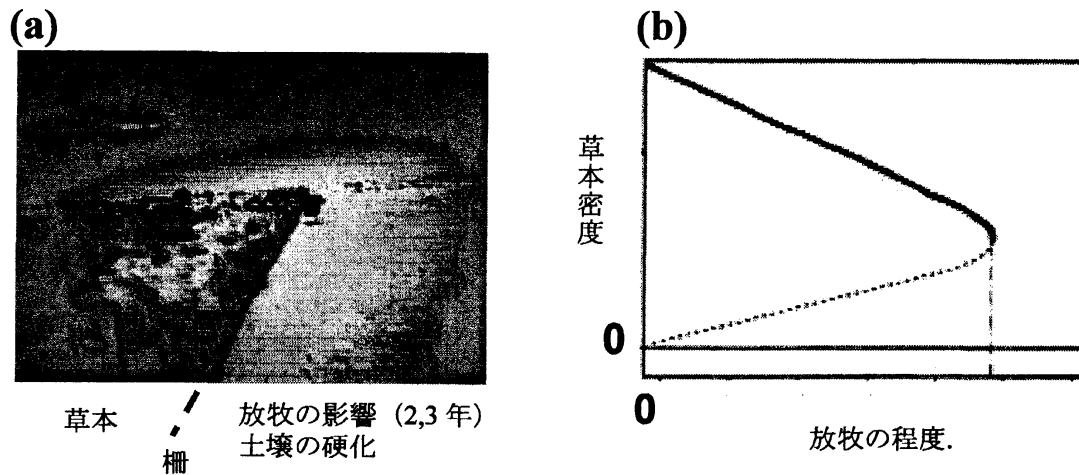


図 11. (a) 半乾燥地域における放牧の影響（国連食料農業機関の実験）および、(b) 数理モデル (4), (5) 式の定常安定状態の分岐図. 写真：地球・人間環境フォーラム URL (<http://www.shonan.ne.jp/~gef20/desert/>) より、「緑のサヘル」から許可を得て転載.

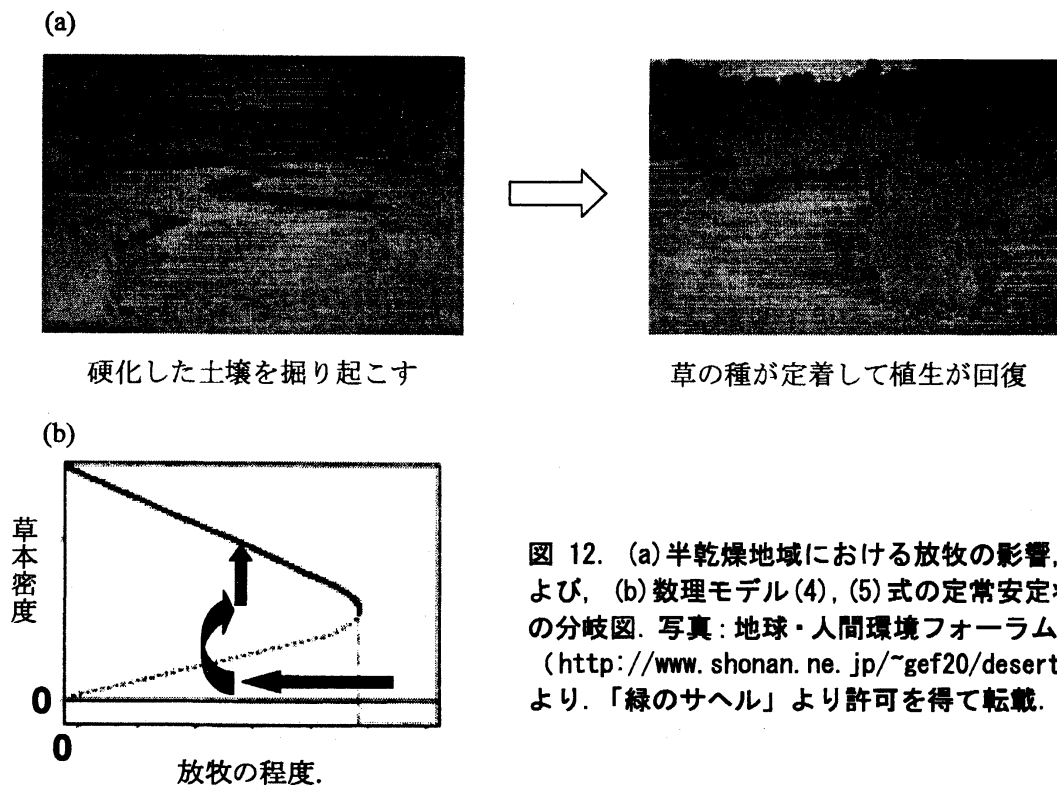


図 12. (a) 半乾燥地域における放牧の影響，および、(b) 数理モデル (4), (5) 式の定常安定状態の分岐図. 写真：地球・人間環境フォーラム URL (<http://www.shonan.ne.jp/~gef20/desert/>) より、「緑のサヘル」より許可を得て転載.

ここで、 g, w はそれぞれ草本と樹木の密度、 r_g, r_w は草本および樹木の成長率、 $c_{gg}, c_{wg}, c_{gw}, c_{ww}$ は競争係数、 a は樹木の自然発生を表す定数である。また、 s は放牧量を表すパラメータである。放牧量が増加したときの草本密度の分岐図を図 11(b) に示す。放牧量が増加し分岐点を越

えることで草本密度がゼロとなっている。一度草本が無くなり土壌の硬化が起こると、放牧量をたとえゼロに戻しても草本は回復しない。

この例では、無機的環境の変化と種の喪失が起こっており、元の生態環境を復元させるには人為的な措置が必要である。前述のバイオマニ

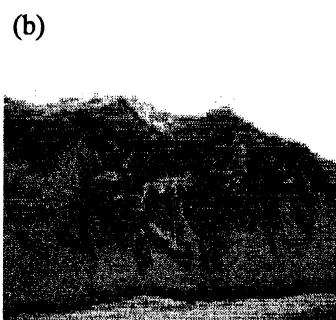
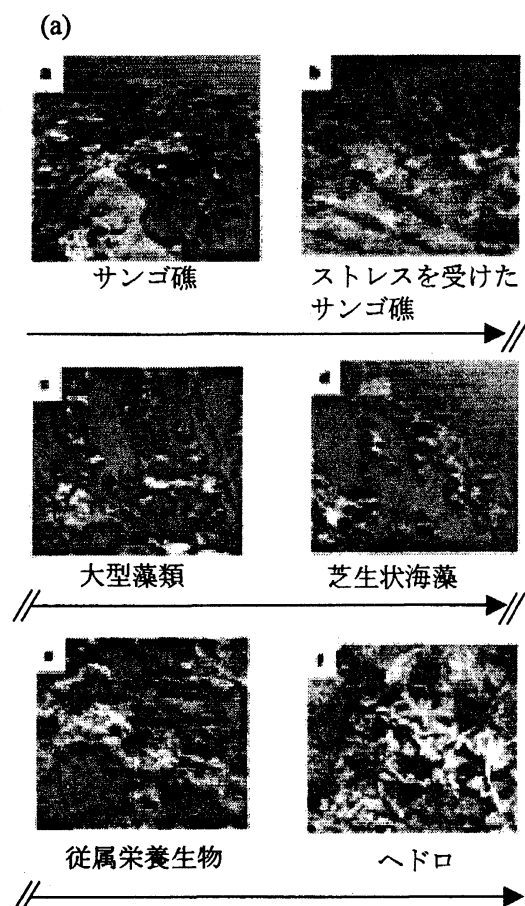


図 13. 不可逆な生態環境の変化：
(a) 漁業、富栄養化、陸地からの土砂の堆積などが原因と思われるサンゴ礁生態系の変化 (Bellwood et al. 2004 より)；(b) 足尾銅山における森林生態系の喪失。木の伐採、煙害（亜硫酸ガス）、山火事などの複合的被害。

ピュレーションに相当する操作は、図 12(a)に示すように土壌を改良し、自然あるいは人為的に喪失した種を戻すことである。実際に行なわれている方法は三日月工法と呼ばれており、地表を三日月型に掘り起こすことで、雨が降ってきたときに自然に流れてきた草本の種などが定着して植生が回復する (高橋 1999)。この生態環境修復を模式的に表すと図 12(b)のようになる。ある程度放牧量を減少させ、土壌の改良と草本の導入を行なうことで、放牧と植生との共存が図れると考えられる。しかし、過放牧による砂漠化の背景には貧困や人口の増大などの社会的な要因もあり、社会－生態系という広い視野で砂漠化に対処する必要がある。

○管理基準 3：生態系が不可逆的に変化する場合。環境ストレスや人為的負荷によって種の絶滅が起きたり、無機的環境の修復が不可能となった場合には、その生態環境は不可逆的な変

化により、元の状態への回復は不能となる。図 13 に未だその可逆・不可逆性については明らかになっていないサンゴ礁の状態変化 (Bellwood et al. 2004)、および、日本における公害問題で有名となった足尾銅山の森林喪失の例を示す。後者では、植生の完全喪失により山肌の斜面崩壊が繰り返され、自然に植生が回復することは絶望的である。人為的な植林も行なわれているが急斜面での植生の定着は極めて困難である。

この第 3 番目の基準では、生態系の構造自体が変化していることから、双安定性の概念を超えた議論となっていることに注意したい。また、第 2 番目の基準であげた放牧の例では、土壌の硬化を含む生態系の構造変化が起きてるが、元の状態が可逆的に回復可能であることが大きな違いである。

以上のように、生態系の双安定性と可逆・不

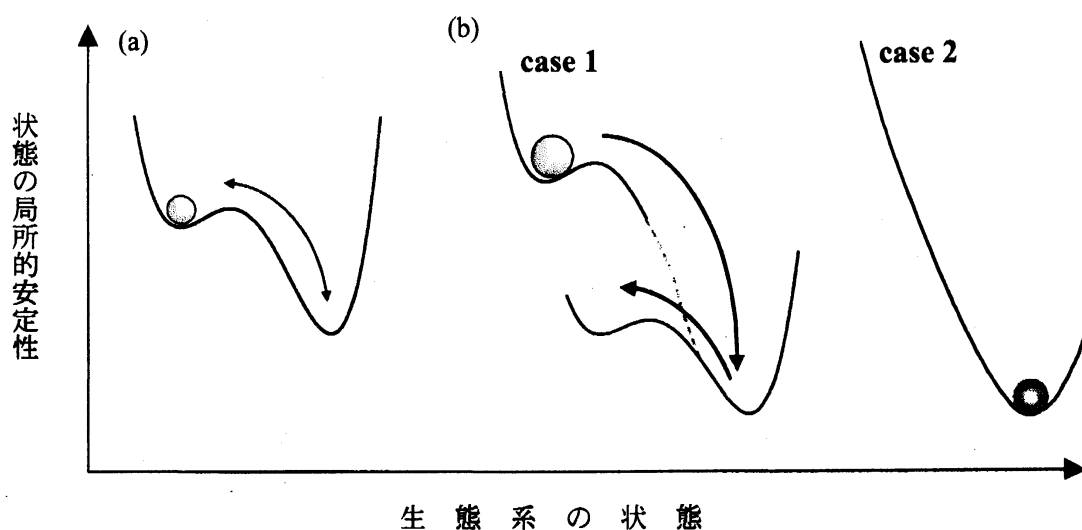


図 14. 生態系の状態変化に伴う生態系の構造変化の模式図.

(a) 生態系の構造が保持される. (b) 生態系の構造が不可逆的に変化.

可逆性に着目した構造変化を図 14 に模式的に示す (Amemiya et al. 2006). レジームシフト (別の状態への急激な変化) によって, 生態系の構造は保持されたままその状態だけが変化する場合は, 環境修復努力によって元の状態を回復させることが可能であろう (図 14(a)). しかし, 生態系の構造が不可逆的に変化した場合は, 類似の状態へ回復できるか (図 14(b) case1), または, 全く回復不能となる (図 14(b) case2).

4. 生物・生態系の機能的階層性

4.1 機能的階層性

ここまでは, 生態系を構成する生物を個体のレベルで着目してきた. すなわち, 生態系の双安定性などは個体群動態である. 生物の階層性を考えると, 個体群動態は生物の生理の影響を受けるし, また, 生理生態は生物個体の環境との相互作用として現れる表現型や, 同じ種であっても個体によって差異のある遺伝子型によっても変化する. 生物・生態系の階層性を考慮すると, マクロなレベルで観察されている生態系の群集構造や個体群動態は, よりミクロなレベルである生物個体の生理や遺伝子レベルの

影響を受けている.

このように, 生体内分子—遺伝子 (遺伝子型)—個体 (表現型, 生理)—個体群 (捕食・被食)—群集—生態系という生物・生態系の構造的および機能的階層性を考慮し, ミクロなレベルの特徴がマクロなレベルにどのような変化をもたらすのか, また, マクロなレベルからミクロなレベルへの影響はあるのか, などに着目した研究例をあげ, 生態環境の保全について考える.

4.2 ミクロからマクロへのフィードバック

種の生理的な表現型の多様性が個体群動態に影響を及ぼすことが実験と数理モデルによって明らかにされた. Yoshida らは, 単細胞緑藻であるクロレラ (*Chlorella vulgaris*) とそれを捕食する輪形動物のワムシ (*Brachionus calyciflorus*) を栄養分が流入出できる連続培養槽 (ケモスタット) にいれ, 光照射下において実験を行なった (Yoshida et al. 2003).

図 15 に示すように, 単一クローンのクロレラを用いた場合は, 振動周期が 5 日程度で, 捕食者 (ワムシ) と被食者 (クロレラ) の振動位相が 1/4 程度異なる通常の predator-prey サイクルが観察された. しかし, 複数のクローンから

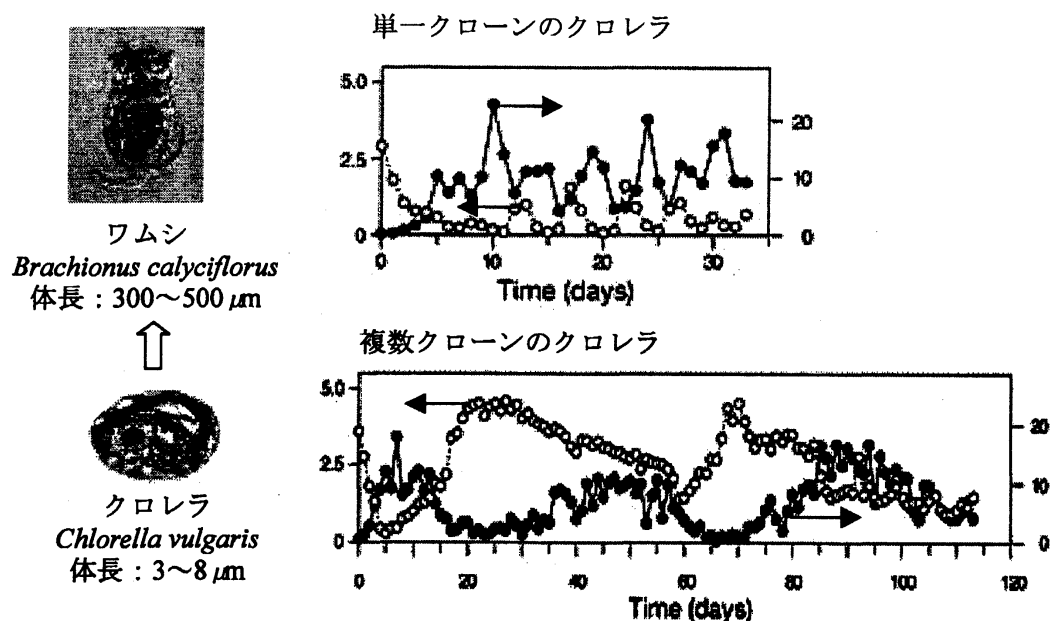


図 15. 被食者（クロレラ）－捕食者（ワムシ）間の個体群動態. 被食者の表現型（遺伝子型）多様性が個体群動態に影響を及ぼす. (○): クロレラ細胞数 [10^6 cells ml^{-1}], (●): ワムシ個体数 [females ml^{-1}]. (Yoshida et al. 2003 より)

なるクロレラを用いた場合は結果が全く異なった. すなわち, 振動周期が 20 日から 40 日程度に伸び, 捕食者と被食者の振動が逆位相となった (図 15).

この研究は, 被食者（クロレラ）の自己増殖能と, 餌としての質の遺伝的多様性が, マクロなレベルの個体群動態に影響を及ぼすことを明らかにした.

4.3 マクロからミクロへのフィードバック

一方, マクロな個体群動態がミクロな遺伝子型の淘汰に影響を及ぼすことが報告されている. Nelson らは, 図 16 に示すように緑藻 (*Chlamydomonas reinhardtii*) とそれを捕食するミジンコ (*Daphnia pulex*) からなるモデル実験を行なった (Nelson et al. 2005). 外部から供給する緑藻の個体数を時間的に制御すると, 制御方法に応じてミジンコの生存率に差異が見られ, かつ, 生存率は種の遺伝子型によって変化することを見出した (図 16).

一方, 緑藻の個体数を外部から制御しない場合は predator-prey の振動的な個体群動態が見

られ, 遺伝子型による淘汰の影響は顕著ではなくなった. 以上の結果は, 野外生態系における個体群動態が遺伝子型の異なる生物種の淘汰に関与している可能性を示している. すなわち, 環境要因により餌の量が時間的に変動すると, それを捕食する生物の淘汰に遺伝子型の違いが現れ, 遺伝子型の多様性に影響が及ぼされることを示唆している.

4.4 環境と生物の相互作用

著者らの研究室でも図 17 に示す連続培養系のマイクロコズム (実験室微小生態系) を用い, 環境因子が生物の個体群動態に及ぼす影響について研究を行なっている. 湖沼の富栄養化で増殖する有害アオコの一種である藍藻類 *Microcystis aeruginosa* とそれを捕食する鞭毛虫類 *Monas guttula*, 細菌類 *Pseudomonas putida* 等から構成される系を用い, 栄養塩である窒素とリンの濃度を外部から制御した. 尚, この実験は有害アオコの除去を目的として, 原動物を利用したバイオマニピュレーションの可能性も探っている. マイクロコズム中の食物連鎖を

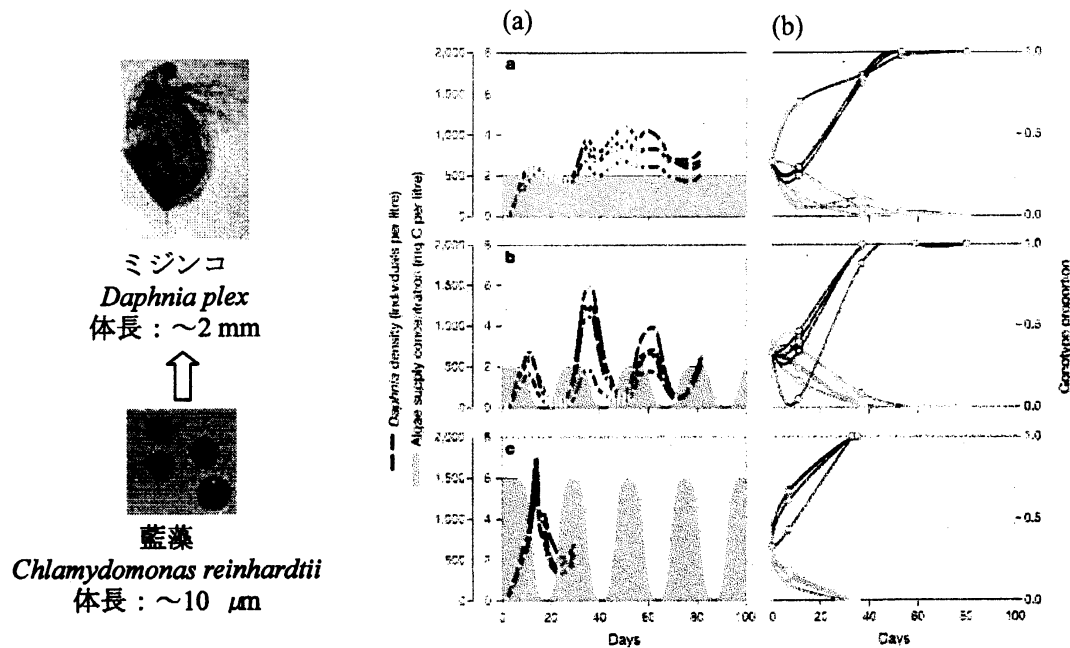


図 16. 被食者（藻類）－捕食者（ミジンコ）間の個体群動態。被食者の制御された個体数変動が生存する捕食者の遺伝子型に影響を及ぼす。(a)：個体数変動（緑パターン：緑藻，黒実線：ミジンコ）。(b)：生存したミジンコの遺伝子型の頻度（線の色の違いは遺伝子型の違いを表す）。(Nelson et al. 2005 より)

図 18 に示す。

外部から供給する窒素とリンの濃度を実湖沼の富栄養状態から過栄養状態まで 6 段階に変化させた。各系において藻類の個体数密度が安定した後に一定数の *M. guttula* を導入した。全系において藻類の個体数は単調に減少し、個体数の半減期は富栄養状態の 2 日から過栄養状態の 7 日まで栄養状態が高くなるに応じて長くなった。また、*M. guttula* の個体数は藻類の半減期に最大となり以後単調に減少した。尚、溶液の pH は富栄養状態の 7 から過栄養状態の 10 まで変化した。結果の一例を図 19 に示す。

さらに、暗条件下にて *M. guttula* の増殖特性の栄養塩濃度及び pH 依存性を調べると、増殖速度は高栄養状態で培養した *M. aeruginosa* を餌とした場合ほど高く、かつ、アルカリ側になるほど低下した。即ち、湖沼の栄養状態が高くなると *M. guttula* の藻類除去効果には一種のトレード・オフ関係が存在することがわかった（榎本ら 2005）。実験系に対応する数理生態モデルを構成すると、*M. aeruginosa* と *M. guttula*

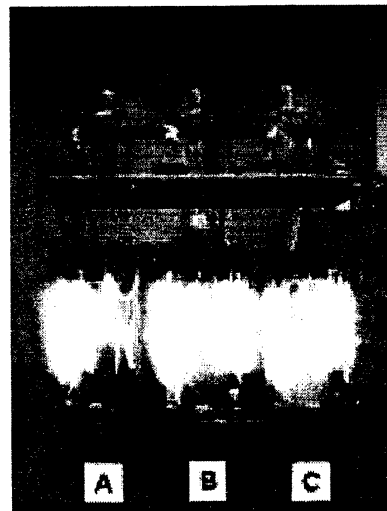


図 17. 連続培養型のマイクロコスム（実験室微小生態系）。大きさは約、縦 2m, 横 1.8m. 藍藻類 (*Microcystis aeruginosa*) を栄養塩（窒素，リン）濃度が異なる培地で培養。A, B, C の順で栄養塩濃度が低くなる。溶液の色の違いは栄養塩濃度に応じて細胞内の光合成色素（主にクロロフィルとフィコピリン）の存在割合が変化するために生じる。

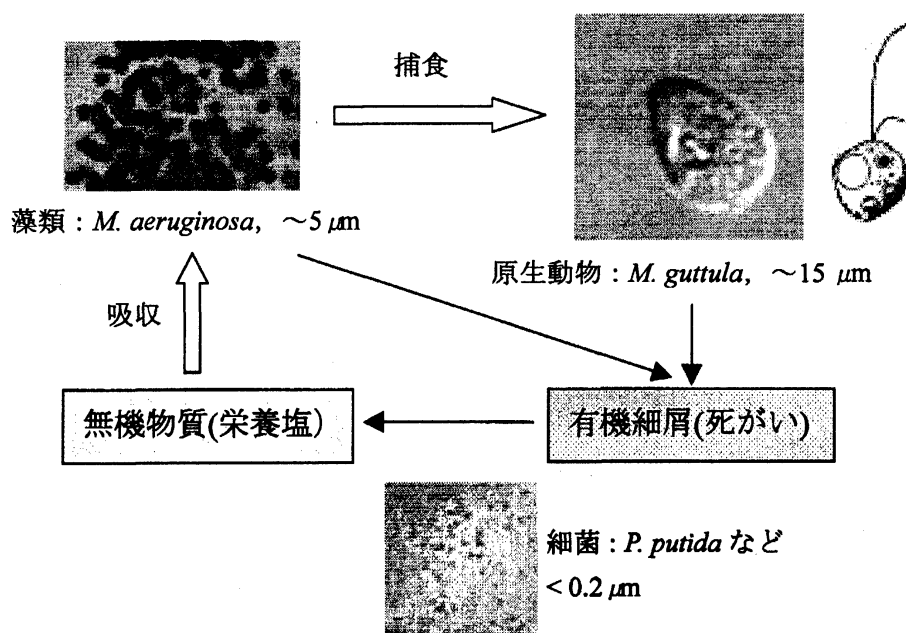


図 18. マイクロコズム中の食物連鎖と物質循環

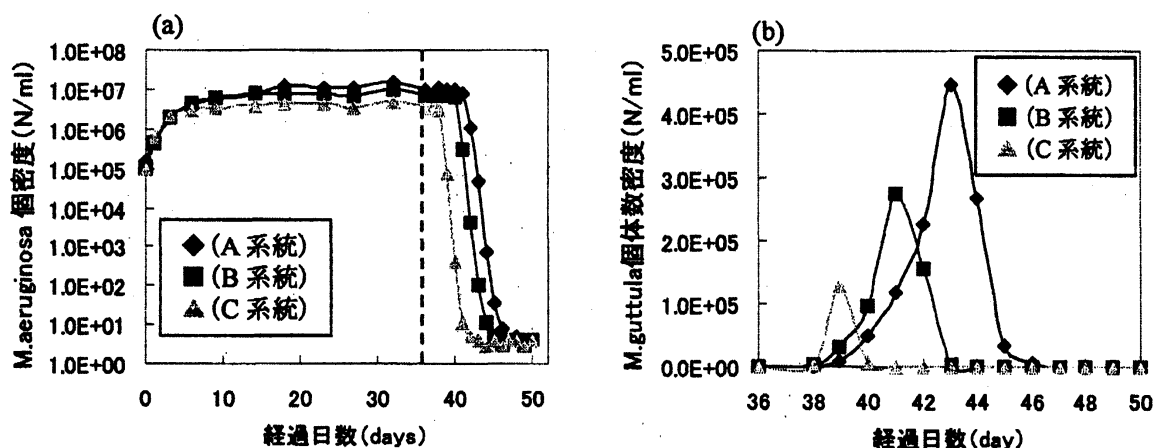


図 19. マイクロコズム実験結果

(a): 藻類 *M. aeruginosa* の個体数変化, (b): 原生動物 *M. guttula* の個体数変化.

M. aeruginosa を培養後, 36 日目に *M. guttula* を 1000 (N/ml) となるように各系に接種.

実験条件は各系とも容量 10 (l) の連続培養, 基質は M11 汎用藻類培地, 基質流量 20 (ml/h), 滞留時間 21 (day), 温度 25°C, 照度 2000 (Lux) において, 栄養塩濃度は (A): N=29.8 (mg/l), P=2.79 (mg/l); (B) N=14.9 (mg/l), P=1.39 (mg/l); (C): N=5.96 (mg/l), P=0.558 (mg/l) とした.

の個体群動態を再現可能であった.

以上のように, 湖沼の環境要因 (栄養塩濃度) が藻類 (1 次生産者) の生理生態 (光合成活性) に影響を及ぼし, その効果が別の環境因子 (pH) を変化させる. 変化した pH が原生動物 (捕食者) の生理生態 (増殖率) にフィードバ

ックされ, その結果, 藻類と原生動物の個体群動態が変化する. すなわち, このモデル実験は, 環境ストレスに対する野外生態系の管理を行なう際には, 生物・生態系のミクロからマクロへの機能的階層性と階層間のフィードバックを考慮する必要があることを示唆している.

5. まとめ

5.1 双安定性と生態リスク

生態系に多重安定性が内在すると、気温・水温・化学物質などの環境ストレスが臨界値（分岐点）を越えることで、生態系に急激な状態変化がもたらされる可能性があることは上で述べてきた。特に、人為的な負荷によって生態系が「好ましい状態」から「好ましくない状態」に急激に変化すると、それに伴って生態系の機能（生態系サービス）も大きく低下することから、人間にも大きな影響が及ぼされるだろう。

さらに、状態変化が人為的負荷に対して可逆的であるとは限らない（図 14）。すなわち、状態変化に引き続き、無機的環境が変化したり生物種が失われたりすると（生物多様性の減少）、生態系の構造や機能（数理生態モデルでは力学系）が変化することになり、環境ストレスを元に戻しても生態系は可逆的には復元されない。生態系のレジリエンスを評価し、急激な状態変化の前触れを予測する手法が求められる。

環境ストレスには、例えば、気温や紫外線のように生態系（全生物種）に広く影響を及ぼす因子と、特定の化学物質（窒素やリン等、湖沼の制限栄養素）などのようにある生物種（植物プランクトン）に直接的な影響を及ぼす因子があるだろう。前者の場合、環境ストレスがある閾値を超えると生態系全体が大きく変化する可能性は容易に想像できる。しかし、後者の場合であっても、特定の環境ストレスの影響がその生物種にとどまらず、生態系全体を変えるまでに及ぼされる可能性がある。すなわち、生態系を構成する物質と生物の相互作用を通して、部分が全体に影響を及ぼすのである。従って、生態系を『システム』として捉える生態リスク管理が必要であり（図 20）、生態系の『つながり』を意識した、生態系との関わり方や保全方法が求められる。

5.2 急激な状態変化の予測

生態環境に急激な変化が起こる場合その前触れを予測することは重要である。非線形力学

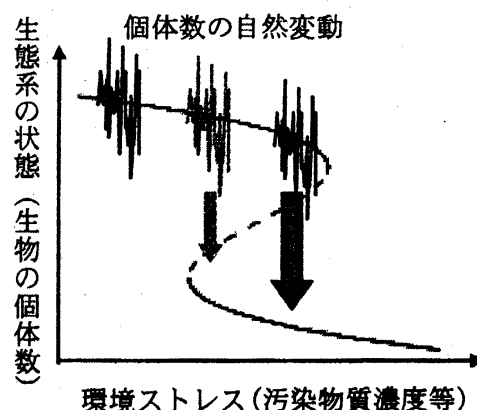


図 20. 生態系のシステムとしてのリスクレジリエンスの減退により、個体数の変動が同じであっても個体群の絶滅確率が大きくなる。従って、生態系全体の状態変化の確率が大きくなり、生態系機能・生態系サービスの急激な変化が起こりやすくなる。このようなシステムとしてのリスクを生態系のリスクと捉える。

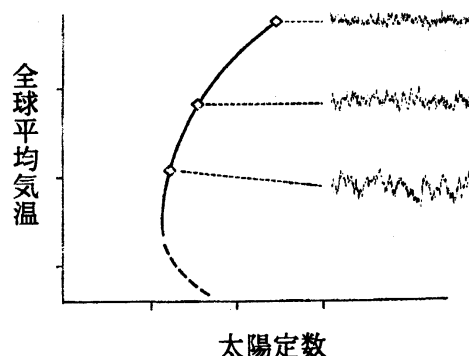


図 21. 急激な状態変化の予測は可能か。エネルギーバランスモデルによる分岐点近傍の挙動。(Crowley and North 1988)

系で見られる分岐点近傍の不安定性挙動を応用することはできないだろうか。図 21 は、地球の平均気温を記述するエネルギーバランスモデルの分岐点近傍の挙動を示している (Crowley and North 1988)。地球に流入する熱にランダムな変動を加えると、状態が分岐点近傍に近いほど観測される温度のゆらぎの振幅が大きくなり、かつ、ゆらぎの相関係数も大きくなる。

この様な分岐点近傍の挙動が観測されたと
思われる事例として、北海において1980年代
に起きた生態系のレジームシフトのデータ
(Beaugrand 2004)を挙げる。動物プランクト
ンの群集構造の変動がレジームシフトの直前
の数年間で大きくなっているようである。この
様な観点から生態系の観測データの収集と解
析を行うことは生態系管理にとって極めて重
要であると考えている。

5.3 今後の課題

いくつかの生態環境問題について、非線形科
学の視点から例を挙げ、その特徴を見てきた。
特に、生態系の状態変化を環境ストレスや人為
的負荷を制御パラメータとした分岐現象と捉
えてきたが、今後以下のような研究課題がある
と思われる。

(1)生態系の分岐構造

- ・変数が分岐パラメータ依存する系
- ・分岐パラメータが変数(時間)依存する系

(2)生態系のレジームシフト

- ・レジームシフトによる構成要素(力学系)
の変化
- ・分岐点近傍の測定指標の挙動把握

(3)生態系の多重安定性

- ・安定状態間の遷移メカニズム
- ・遷移の可逆性と不可逆性
- ・遷移と生物多様性

(4)生物・生態系の機能的階層性

- ・環境変化による、生体分子、遺伝子型、表
現型、個体群動態、群種構造の変化を総観
するシステムの理解

すなわち、生態環境を「構造的・機能的階層
構造を有する複雑系」と捉えることで、

○特定の環境ストレスは生態系のどの階層
レベルに影響を及ぼすのか。

○その影響は階層内・階層間の非線形相互作
用を通してどのように伝播するのか。

○影響を受けたある階層という『部分』は生
態系という『全体』をどのように規定し、
また、全体が部分にどのようにフィードバ
ックされるのか。

○環境ストレスを除去した時に生態系はど
の階層まで復元するのか、また、復元する
必要があるのか。

などの現実的な生態環境問題の課題に対処し
ていくことができると考える。

謝辞

本稿をまとめるにあたり、横浜国立大学大学
院環境情報研究院、伊藤公紀教授、Axel G.
Rossberg 客員助教授には貴重な助言をいただ
いた。また、同環境情報学府、榎本隆寿氏およ
び国立環境研究所バイオエコエンジニアリン
グ研究室、稲森悠平室長にはマイクロコズム実
験の立ち上げ、評価・解析において大きな協力
をいただいた。北海道大学大学院理学研究科、
坂上貴之助教授には、生態系の分岐現象に関し
て貴重な示唆をいただいた。

本研究は文部科学省21世紀COEプログラム
「生物・生態環境リクスマネジメント」および
科学研究費補助金基盤研究(C)「富栄養化湖沼
生態系の多重安定性と物質循環機構に基づく
保全生態学研究：H17-H18」(No. 17570016)に
よる援助を受けた。

参考文献

- Amemiya T., Enomoto T., Rossberg A. G., Takamura N., and Itoh K., 2005: Lake restoration in terms of ecological resilience: a numerical study of biomanipulations under bistable conditions., *Ecology and Society*, 10, iss 3 [online <http://www.ecologyandsociety.org/vol10/iss2/art3/>].
- Amemiya T., Enomoto T., Rossberg A. G., Inamori Y., and Itoh K., 2006: Stability and dynamical behavior in a lake-model and implications for regime shifts in real lakes., *Ecological Modelling*, submitted for

publication.

- 雨宮 隆, 2005: 生態系を複雑系の見方で捉えるー湖沼の富栄養化を例としてー, *化学と教育*, 53, 390-393.
- Beaugrand G., 2004: The North Sea regime shift: evidence, causes, mechanisms and consequences., *Progress in Oceanography*, 60, 245-262.
- Bellwood D. R. et al., 2004: Confronting the coral reef crisis., *Nature*, 429, 827-833.
- Crowley T. J. and North G. R., 1988: Abrupt climate change and extinction events in earth history., *Science*, 240, 996-1002.
- De Angelis D. L., Bartell S. M., and Brenkert A. L., 1989: Effects of nutrient recycling and food-chain length on resilience., *The American Naturalist*, 134, 778-805.
- 榎本隆寿, 雨宮 隆, 伊藤公紀, 板山朋聡, 田中伸幸, 稲森悠平, 2005: 第40回日本水環境学会年会講演集, p.140.
- Kato M. G. and Carpenter S. R., 2005: Eutrophication due to phosphorus recycling in relation to lake morphometry, temperature, and macrophytes., *Ecology*, 86, 210-219.
- 加藤元海 2005: 生態系における突発的で不連続な系状態の変化ー湖沼を例にー, *日本生態学会誌*, 55, 199-206.
- Hansson L.-A. et al., 1998: Biomanipulation as an application of food-chain theory: constraints, synthesis, and recommendations for temperate lakes., *Ecosystems*, 1, 558-574.
- Holling C. S., 1973: Resilience and stability of ecological systems., *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 4, 1-23.
- Jeppesen E. et al., 1990: Fish manipulation as a lake restoration tool in shallow, eutrophic, temperate lakes 2: threshold levels, long-term stability and conclusions., *Hydrobiologia*, 200/201, 219-227.
- May R. M., 1977: Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states., *Nature*, 269, 471-477.
- Nelson W. A. et al., 2005: Stage-structured cycles promote genetic diversity in a predator-prey system of *Daphnia* and algae., *Nature*, 433, 413-417.
- Rietkerk M. et al., 2004: Self-organized patchiness and catastrophic shifts in ecosystems., *Science*, 305, 1926-1929.
- Scheffer M. 1998: *Ecology of Shallow Lakes*., Kluwer Academic Publishers, The Netherlands.
- Scheffer M. et al., 2001: Catastrophic shifts in ecosystems., *Nature*, 413, 591-596.
- Scheffer M. and Carpenter S. R., 2003: Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation., *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 648-656.
- Shapiro J. et al., 1975: Biomanipulation: an ecosystems approach to lake restoration., in *Proc. Symp. Water Quality Management Through Biological Control*., 85-96, Florida USA.
- 高橋一馬, 1999: 現場からの報告ーチャド, ブルキナファソでの取り組み, 世界砂漠化・干ばつ対処の日セミナー記録, <http://www.shonan-inet.or.jp/~gef20/desert/takahasi.html>.
- 高村典子, 2002: 湖沼の生物多様性とその保全, *海洋と生物*, 140, 197-202.
- Ludwig D. et al., 2002: Models and metaphors of sustainability, stability, and resilience in *Resilience and the behavior of large-scale systems*, Eds. Gunderson L. H. and Pritchard Jr. L., ISLAND PRESS.
- Yoshida T. et al., 2003: Rapid evolution drives ecological dynamics in a predator-prey system., *Nature*, 424, 303-306.